7 月 July
2019, 62(7): 885 - 894
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http://www.insect.org.cn
doi: 10.16380/j.kcxb.2019.07.012

烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播：病毒对媒介昆虫的适应

潘李隆，迟 瑶，范运运，刘树生*

（浙江大学昆虫科学研究所，农业部作物病虫分子生物学重点实验室，杭州 310058）

摘要：双生病毒科(*Geminiviridae*)菜豆金黄花叶病毒属病毒是一类重要的植物病毒，主要危害番茄、烟草、棉花等多种经济作物，自然条件下主要由介体昆虫烟粉虱 *Bemisia tabaci* 传播。菜豆金黄花叶病毒属病毒在田间的暴发受多种因素的影响，其中一个最重要的因素就是其介体昆虫烟粉虱。因此，明确烟粉虱在田间传播和扩散特定病毒中的作用及影响因素，对于解析病毒病流行的生物学基础具有重要意义。本文综述了烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播及影响因素，并讨论了病毒对媒介昆虫的适应及其机制。菜豆金黄花叶病毒属病毒和烟粉虱都为全球分布的有害生物，通过生物信息学的分析发现，两者都呈现地域相关的遗传多样性。而在生物学的研究中发现，烟粉虱隐存种往往对与其起源于同一地区的病毒具有较高的传播效率。这些发现为进一步解析烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播提供了重要的参考。

关键词：菜豆金黄花叶病毒属病毒；烟粉虱；病毒传播；遗传变异；适应；协同进化

中图分类号：Q965.8 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2019)07-0885-10

Transmission of begomoviruses by the whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae): adaptation of viruses to their insect vectors

PAN Li-Long, CHI Yao, FAN Yun-Yun, LIU Shu-Sheng* (Ministry of Agriculture Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insects, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: Begomoviruses (*Geminiviridae*) are a group of important plant viruses that affect the production of many crops such as tomato, tobacco and cotton, and they are transmitted by the whitefly *Bemisia tabaci* under natural conditions. The outbreak of begomoviruses in the field is shaped by many factors, among which their whitefly vectors are one of the most significant. Therefore, determining the role of whitefly in the transmission and spread of certain begomoviruses is the key to deciphering the nature of plant diseases caused by begomoviruses. In this article, we discussed the factors affecting the transmission of begomoviruses and the mechanisms underlying the adaptation of viruses to their insect vectors. Both begomoviruses and whiteflies are pests with a cosmopolitan distribution, and bioinformatics-based analysis indicates that both exhibit geography-related genetic variation. Transmission assays showed that begomoviruses tend to be transmitted with higher efficiency by the whitefly species sharing the same geographic origin than the ones whose origins are different from those of the viruses. Information provided here offers an important source of references for further research with regard to the transmission of begomoviruses by whiteflies.

基金项目：中国博士后科学基金面上资助项目(2018M642451)
作者简介：潘李隆，男，1991 年 12 月生，浙江温州人，博士，助理研究员，研究方向为媒介昆虫学，E-mail: panlilong@zju.edu.cn
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: shshliu@zju.edu.cn
收稿日期 Received: 2019-02-27；接受日期 Accepted: 2019-04-12

Key words: Begomoviruses; *Bemisia tabaci*; virus transmission; genetic variation; adaptation; coevolution

农作物病毒能使农作物系统性感染、终身感病直至死亡,且在感病后基本无法治愈,故被称作农作物的“癌症”,每年给全球农作物的生产带来重大损失。在过去的数十年时间里,棉花曲叶病、番茄黄曲叶病及木薯花叶病等由双生病毒科(*Geminiviridae*)菜豆金黄花叶病毒属病毒所引起的植物病毒性病害在全球范围内大规模发生,现已成为全球多个地区棉花、番茄及木薯等作物生产中最重要的限制因素之一(Navas-Castillo *et al*., 2011)。

双生病毒科病毒是一类在全球范围内广泛分布的单链环状 DNA 病毒,其病毒粒子由两个孪生颗粒组成(Harrison *et al*., 1977; Zerbini *et al*., 2017)。根据国际病毒分类委员会双生病毒研究组于 2017 年的报道,双生病毒科包含 9 个属,超过 360 个独立种,这其中菜豆金黄花叶病毒属 *Begomovirus* 包含的病毒种类最多,超过 320 个独立种(Zerbini *et al*., 2017)。菜豆金黄花叶病毒属病毒的寄主为双子叶植物,主要在热带、亚热带及邻近的温带地区发生(Navas-Castillo *et al*., 2011; Brown *et al*., 2015)。根据菜豆金黄花叶病毒属病毒的基因组结构,一般将其分为双组份病毒和单组份病毒(Brown *et al*., 2015)。双组份病毒的基因组包含两条大小相近的环状 DNA 分子,一般被称为 DNA-A 和 DNA-B,这两条 DNA 分子除在一段近 200 nt 的共同区(common region, CR)外,基本没有同源性,且两条 DNA 链对于病毒侵染植物都是必需的(Stanley, 1983; Lazarowitz and Shepherd, 1992)。相比于双组份病毒,单组份病毒仅含有一条与双组份病毒 DNA-A 同源的环状 DNA 分子,但部分单组份病毒伴随有卫星 DNA 分子,如 α 和 β 卫星,其中 β 卫星对部分病毒诱导特定植物产生典型症状是必需的,如木尔坦棉花曲叶病毒(cotton leaf curl Multan virus, CLCuMuV)的 β 卫星(Lazarowitz and Shepherd, 1992; Briddon *et al*., 2001; Zhou, 2013)。单组份菜豆金黄花叶病毒属病毒及双组份病毒的 DNA-A 的大小一般为 2.5~3.0 kb,且其病毒链主要编码外壳蛋白(coat protein, CP)和运动蛋白(movement protein, MP),互补链主要编码病毒复制相关蛋白(Zerbini *et al*., 2017)。自然条件下,菜豆金黄花叶病毒属病毒主要由烟粉虱 *Bemisia tabaci* 传播(Hogenhout *et al*., 2008; Navas-Castillo *et al*., 2011; Rosen *et al*., 2015)。

烟粉虱 *B. tabaci* 属半翅目(Hemiptera)粉虱科(Aleyrodidae),广泛分布于全球除南极洲外的各大洲,是目前世界范围内主要的农业害虫之一(De Barro *et al*., 2011)。烟粉虱是一个包含多个隐存种的复合群(cryptic species complex),不同隐存种之间没有明显的形态差别,但在遗传结构上存在明显差异且相互间没有基因交流(Boykin *et al*., 2007; Dinsdale *et al*., 2010; De Barro *et al*., 2011; Liu *et al*., 2012; Firdaus *et al*., 2013; Hu *et al*., 2014)。另外,不同隐存种烟粉虱在其生物学的多个方面也存在明显差异,如分布范围、生殖干涉能力及病毒传播能力等(Liu *et al*., 2007; Hu *et al*., 2011; Wei *et al*., 2014)。值得注意的是,虽然目前学术界已普遍认同烟粉虱是一个隐存种复合群,但其系统进化与各隐存种的命名还没有形成一个明确结论,本文沿用 De Barro 等(2011)提出的暂用各烟粉虱隐存种起源地名称对其命名,如 Q 型烟粉虱起源于地中海地区,则称为 Mediterranean (MED)。

对于多数植物病毒而言,其在田间的自然扩散依赖昆虫等介体生物,如菜豆金黄花叶病毒属病毒,一般认为只能由烟粉虱进行传播(Hogenhout *et al*., 2008; Navas-Castillo *et al*., 2011; Rosen *et al*., 2015)。值得注意的是,在菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播方面,目前已有报道显示番茄黄曲叶病毒(tomato yellow leaf curl virus, TYLCV)、绿豆黄花叶病毒(mungbean yellow mosaic virus, MYMV)、镰扁豆黄花叶病毒(dolichos yellow mosaic virus, DoYMV)等几种病毒在特定的寄主植物中能通过种子传播(Kil *et al*., 2016; Kothandaraman *et al*., 2016; Suruthi *et al*., 2018),但也有报道显示 TYLCV 在特定的寄主植物中不能通过种子传播(Rosas-Díaz *et al*., 2017)。因此,鉴于菜豆金黄花叶病毒属病毒是否能通过种子传播还未有一个明确的结论,本文对该类病毒经由种子传播机制暂不予评述。根据已有的文献报道,在菜豆金黄花叶病毒属病毒大暴发时,一般都伴随着烟粉虱的大发生(Varma and Malathi, 2003; Jiu *et al*., 2007; Navas-Castillo *et al*., 2011)。而当缺少介体昆虫时,即使有病毒和适宜寄主的存在,也不会造成植物病毒性病害的流行暴发,如在 2007 年 TYLCV 入侵美国加利福尼亚州时,由于当地番茄主产区冬季温度低于烟粉虱能越冬的温度,使得烟粉虱种群在来年发生迟、数量低,因而

番茄黄曲叶病也没有大量发生（Gilbertson *et al.*, 2015）。这些现象表明，介体烟粉虱对该类群病毒的传播是这类病毒病暴发流行的一个直接关键因子。因此，明确烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播及影响因素，不仅能为设计和开发高效的防控措施提供直接的参考，也有助于植物病毒与媒介昆虫互作这一生物学热点领域的发展。在烟粉虱传播菜豆金黄花叶病毒属病毒方面，纠敏等（2006）总结了烟粉虱对双生病毒的传播特性，卫静等（2015）总结了烟粉虱传毒分子机制方面的研究进展。在此基础上，本文以近年来烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒传播的研究新进展为基础，就病毒对媒介昆虫的适应及其机制展开评述。

1　烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播

一般而言，烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播指的是病毒经由烟粉虱从一株植物传播至另一株植物的过程。与此同时，部分研究也发现病毒能由烟粉虱经卵传播至其后代或是通过交配在烟粉虱的不同性别个体间传播（Ghanim *et al.*, 1998；Ghanim and Czosnek, 2000）。因此，为便于区分，本文特将病毒经由烟粉虱从一株植物传播至另一株植物的过程称为“植物间传播”，而将病毒由烟粉虱经卵传播至其后代称为“经卵传播”。而对于病毒通过烟粉虱交配在不同性别个体间的传播，由于研究较少，且仍未有明确的结论（Ghanim and Czosneck, 2000；Wang *et al.*, 2010；Pan *et al.*, 2012；应丰泽等, 2015），故暂不予评述。

1.1　植物间传播及其影响因素

在菜豆金黄花叶病毒属病毒的植物间传播的研究中，多数以 TYLCV 和 MEAM1 烟粉虱为研究对象。TYLCV 在植物间传播过程中，病毒通过烟粉虱在带毒植物上取食而进入其体内，随后病毒经由烟粉虱的消化道进入中肠，之后病毒穿过烟粉虱中肠肠壁到达血淋巴，最终病毒侵染烟粉虱的唾液腺并随着唾液一起被分泌到未感毒植物中，实现病毒的植物间传播（Ghanim *et al.*, 2001；Czosnek *et al.*, 2002）。

从烟粉虱的角度而言，烟粉虱的隐存种类别、其体内共生菌、性别及虫龄等多个因素都能影响其对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播效率。烟粉虱的隐存种类别是影响病毒传播效率的主要因素之一，不同烟粉虱隐存种对同一病毒的传播效率往往差异明显，且传播效率的高低往往与病毒在不同隐存种烟粉虱体内运输的效率密切相关，而与烟粉虱通过取食获取病毒的效率高低关系不密切（Wei *et al.*, 2014；Guo *et al.*, 2015, 2018；Pan *et al.*, 2018a, 2018b）。在相同的试验条件下，Wei 等（2014）发现，对于中国番茄黄曲叶病毒（tomato yellow leaf curl China virus, TYLCCNV）而言，MEAM1 烟粉虱能高效传播该病毒，而 MED 烟粉虱则不能，主要是因为 TYLCCNV 能运输到 MEAM1 烟粉虱唾液腺主腺的分泌细胞进而随唾液分泌出来，而该病毒虽然也能运输到 MED 烟粉虱的唾液腺主腺，但不能侵染其分泌细胞。另外，对于中国番木瓜曲叶病毒（papaya leaf curl China virus, PaLCuCNV）而言，其被不同隐存种烟粉虱传播的效率也有显著差异，且这种差异与病毒穿过不同烟粉虱中肠肠壁到达血淋巴的能力直接相关（Guo *et al.*, 2015, 2018）。同样，对于木尔坦棉花曲叶病毒（cotton leaf curl Multan virus, CLCuMuV）和烟草曲茎病毒（tobacco curly shoot virus, TbCSV），其被不同隐存种烟粉虱传播的能力也与病毒穿过不同烟粉虱中肠肠壁到达血淋巴的能力直接相关；另外，通过注射等量的 TbCSV 病毒粒子至不同烟粉虱隐存种血淋巴后，依旧不能消除病毒传播效率方面的差异，表明除中肠外烟粉虱体内的其他器官也影响不同隐存种烟粉虱对这种病毒的传播（Pan *et al.*, 2018a, 2018b）。

从病毒的角度而言，菜豆金黄花叶病毒属病毒的种类是影响烟粉虱对其传播的重要因素，且这种差异是由不同病毒之间外壳蛋白的差异引起的（Höfer *et al.*, 1997；Wei *et al.*, 2014；Guo *et al.*, 2018）。在早期的研究中，研究人员发现外壳蛋白是决定菜豆金黄花叶病毒属病毒能否被烟粉虱传播的唯一蛋白，如 Höfer 等（1997）通过遗传操作，将不能被烟粉虱传播的白麻花叶病毒（abutilon mosaic virus, AbMV）的外壳蛋白基因替换为能被烟粉虱传播的黄花捻金色花叶病毒（sida golden mosaic virus, SiGMV）的外壳蛋白基因后，该重组病毒即能被烟粉虱传播。这一研究结果随后在多个菜豆金黄花叶病毒属病毒与烟粉虱隐存种组合的试验中陆续得到验证（Wei *et al.*, 2015；Guo *et al.*, 2018；Pan *et al.*, 2018b）。Wei 等（2014）通过遗传操作将 TYLCV 的外壳蛋白基因部分片段与 TYLCCNV 的互换，结果发现当 TYLCV 的外壳蛋白部分片段被 TYLCCNV 的替换后，该重组病毒在被两个隐存种的烟粉虱传

播特性方面与 TYLCCNV 类似;而当 TYLCCNV 的外壳蛋白部分片段被 TYLCV 的替换后,该重组病毒在被两个隐存种的烟粉虱传播特性方面与 TYLCV 类似。同样,另外两项研究也表明菜豆金黄花叶病毒属病毒的外壳蛋白决定了其被不同隐存种烟粉虱的传播特性(Guo *et al*., 2018; Pan *et al*., 2018b)。

1.2 经卵传播及其影响因素

与植物间传播类似,菜豆金黄花叶病毒属病毒的经卵传播相关研究也大多以 TYLCV 和 MEAM1 烟粉虱为对象。在 TYLCV 的经卵传播中,烟粉虱雌虫中的病毒通过与卵黄原蛋白互作进入到卵巢中侵染未成熟的卵,随后这些被病毒侵染的卵继续发育,并被产出体外后继续发育为带毒的成虫,成为新的病毒源(Ghanim *et al*., 1998; Wei *et al*., 2017)。

从烟粉虱的角度而言,烟粉虱的虫龄、隐存种类别都会影响菜豆金黄花叶病毒属病毒的经卵传播效率(Wei *et al*., 2017)。Wei 等(2017)发现,烟粉虱成虫的虫龄是影响 TYLCV 在烟粉虱中经卵传播最重要的因素之一;羽化后 1 d 的带毒雌虫所产的卵及由这些卵发育而来的若虫中仅有 8% ~13% 的带毒率,且病毒不能在这些卵发育而来的子代成虫中被检测到;而羽化后 11 d 的带毒雌虫能高效地将体内的病毒传给后代,且子代发育为成虫后具有传播病毒的能力。除烟粉虱的虫龄外,烟粉虱的隐存种类别也是影响病毒经卵传播的一个重要因素。本实验室最新的研究发现,对于 TYLCV 而言,在烟粉虱的虫龄等条件一致的情况下,中国境内的 7 个隐存种中,部分隐存种能将病毒传播至所产的卵或若虫中,但在这些卵发育而来的子代成虫中,均无法检测到病毒的存在(Guo *et al*., 2019)。

从病毒的角度而言,与植物间传播类似,病毒的种类是影响经卵传播效率的重要因素,且外壳蛋白也是决定病毒能否被烟粉虱经卵传播过程的关键蛋白(Wei *et al*., 2017)。研究发现,两种不同的菜豆金黄花叶病毒属病毒 TYLCV 和 PaLCuCNV 在被 MEAM1 烟粉虱经卵传播方面存在明显差异,TYLCV 能高效地由 MEAM1 烟粉虱经卵传播,但 PaLCuCNV 却不能;如果将 TYLCV 外壳蛋白基因部分片段替换为 PaLCuCNV 基因组的相应片段后,该重组病毒就不能被烟粉虱经卵传播,而当 PaLCuCNV 外壳蛋白基因部分片段被替换为 TYLCV 基因组的相应片段后,该重组病毒就能被烟粉虱经卵传播;研究还发现,TYLCV 与 PaLCuCNV 这两种病毒在被烟粉虱经卵传播方面的差异,是由病毒的外壳蛋白能否与烟粉虱的卵黄原蛋白发生互作决定的(Wei *et al*., 2017)。

2 病毒对媒介昆虫的适应

对于依赖介体昆虫进行传播的植物病毒而言,其面对的自然选择压力主要来自于侵染和传播两个方面(Seal *et al*., 2006)。一方面病毒需要克服植物抗性实现有效侵染,而另一方面,当病毒依赖媒介昆虫传播,病毒就需要适应介体昆虫体内的微环境并在其体内积累(Seal *et al*., 2006; Hogenhout *et al*., 2008)。理论上,若一种菜豆金黄花叶病毒属病毒不能适应某隐存种烟粉虱,则不能被该烟粉虱有效传播。而对于烟粉虱而言,虽然病毒也能对其产生直接影响或是通过共同的寄主植物对其产生间接的影响(Jiu *et al*., 2007; Luan *et al*., 2013),但烟粉虱种群的繁衍并不依赖其所传播的病毒参与。依据这种病毒与介体昆虫相互依赖程度的明显不同,我们推论在菜豆金黄花叶病毒属病毒传播中,主要是病毒对烟粉虱的适应,而不是烟粉虱对病毒的适应。

菜豆金黄花叶病毒属病毒、烟粉虱两者都拥有广泛的遗传多样性(De Barro *et al*., 2011; Brown *et al*., 2015)。利用它们的遗传多样性以及数十年来有关两者关系的研究结果,我们拟从生物信息学和生物学两个方面探讨菜豆金黄花叶病毒属病毒对其介体昆虫烟粉虱的适应及其机制。

2.1 生物信息学证据:两者的变异及联系

早在 1991 年,基于对烟粉虱酯酶(esterase, EST)的分析,发现烟粉虱的遗传结构存在地理上的分化(Wool *et al*., 1991)。随后,基于对线粒体细胞色素氧化酶 I 基因等标记的分析,研究人员发现,烟粉虱可被分为来源于不同地理范围的多个类群(Boykin *et al*., 2007; Dinsdale *et al*., 2010; De Barro *et al*., 2011)。这种烟粉虱遗传结构的地理分化说明,起源于不同地理区域的烟粉虱隐存种在遗传上差异较大,而起源同一地区的烟粉虱隐存种在遗传上相对较接近。

同样地,病毒外壳蛋白血清学反应的证据表明,来源于不同地区哪怕是同种寄主植物上的病毒的外壳蛋白相似度较低,而来源于同一地区的菜豆金黄花叶病毒属病毒的外壳蛋白相似度相对较高(Harrison *et al*., 1997, 2002; Harrison and Robinson, 1999)。研究者收集了来源于全球多个地区的木薯花叶病感病植物和番茄黄曲叶病感病植物粗提物,

并分析了其对一系列相关外壳蛋白抗体的血清学反应,结果发现这些木薯花叶病和番茄黄曲叶病分离物可分别被分为几个来源于不同地理区域的类群(Harrison and Robinson, 1999)。随后,Harrison 等(1997)通过检测采集自同一地区(巴基斯坦)多种植物上的病毒分离物,发现尽管寄主不同,多数病毒分离物在血清学反应上有极高的相似度。

鉴于菜豆金黄花叶病毒属病毒的外壳蛋白和烟粉虱的遗传结构都呈现地理相关的变异,Harrison 和 Robinson(1999)推测这种菜豆金黄花叶病毒属病毒的外壳蛋白的变异是病毒受其介体烟粉虱选择的结果。随后,Brown 和 Idris(2005)对菜豆金黄花叶病毒属病毒的外壳蛋白序列和烟粉虱的线粒体细胞色素氧化酶 I 基因序列进行了分析,发现全球的烟粉虱种群和菜豆金黄花叶病毒属病毒都可被分为起源地相关的四类,分别为美洲-加勒比盆地(Americas-Caribbean Basin)、地中海-北非-中东(Mediterranean-North Africa-Middle East)、亚洲-澳大利亚(Asia-Australia)和撒哈拉以南的非洲(Sub-Saharan Africa)。

2.2　生物学证据:起源地与病毒传播效率

上述生物信息学的研究结果为探索烟粉虱和菜豆金黄花叶病毒属病毒两者在生物学上的联系提供了基础。相对于分布在其他地区的烟粉虱,病毒经过与同一地区烟粉虱长期共存,可能更适应后者提供的生存栖境,传播效率可能较高。

2.2.1　植物间传播:在烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的植物间传播研究中,研究人员在早期就以采集自不同地区的烟粉虱种群和病毒分离物进行多组合的病毒传播试验,如 Maruthi 等(2002)采集了来自非洲多个国家和印度的木薯花叶病毒分离物及烟粉虱种群,随后按照不同组合进行了病毒传播试验;结果发现,对于来源于非洲的木薯花叶病毒分离物,非洲的烟粉虱种群对该病毒分离物的传播效率远高于来源于印度的烟粉虱种群,同样,对于来源于印度的木薯花叶病毒,印度的烟粉虱种群对其传播效率最高。

随着烟粉虱隐存种复合群分子系统发育分析及不同遗传型之间杂交试验的开展,对不同的烟粉虱种群一般可以确定到种(Liu *et al*., 2012),因而在病毒传播试验中可以确定供试的烟粉虱隐存种。表 1 总结了目前已经报道的菜豆金黄花叶病毒属病毒被不同烟粉虱隐存种传播的试验结果。在这 18 组病毒传播试验中,有 4 组(15 – 18)仅测试了两个入侵烟粉虱隐存种,有 14 组同时测试了入侵烟粉虱隐存种和本地烟粉虱隐存种。在后面这 14 组试验中,病毒起源地的烟粉虱隐存种与非病毒起源地的烟粉虱相比,其中 6 组(1 – 6)前者的传毒效率比后者的明显要高,有 4 组(7 – 10)两者对病毒的传播效率相同,另外 4 组(11 – 14)前者的传毒效率比后者的低,但其中 3 组(11,12 和 14)两者的差异很小。综上所述,在共 14 组有比较的试验中,病毒起源地的烟粉虱隐存种与非病毒起源地的烟粉虱相比,当两者存在明显差异时,大多是前者对这些病毒的传播效率比后者的高。

2.2.2　经卵传播:目前关于烟粉虱经卵传播菜豆金黄花叶病毒属病毒的报道较少,但已有的报道也说明烟粉虱隐存种对起源于同一地区的病毒的经卵传播效率较高(Ghanim *et al*., 1998; Wei *et al*., 2017; Guo *et al*., 2019)。Wei 等(2017)比较了起源于 Middle East-Asia Minor 的 MEAM1 烟粉虱对 TYLCV 和 PaLCuCNV 两种病毒的经卵传播效率,结果发现在相同条件下,MEAM1 对起源于同一地区的 TYLCV 有很高的经卵传播效率,且子代发育为成虫后也具有传播病毒的能力,而 MEAM1 不能对起源于中国的 PaLCuCNV 进行经卵传播(Wang *et al*., 2004; Lefeuvre *et al*., 2010)。同样地,本实验室最新的试验结果表明,对于 TYLCV 而言,起源地相同的 MEAM1 烟粉虱能对其进行高效的经卵传播,但对于起源于亚洲的、目前在中国境内分布的 7 个烟粉虱隐存种,虽然部分隐存种能将病毒传播至后代的卵或若虫,但这 7 个隐存种烟粉虱带毒雌虫所产卵发育而来的子代成虫均未带毒(Guo *et al*., 2019)。

2.3　菜豆金黄花叶病毒属病毒适应相同起源地烟粉虱的可能机制

在菜豆金黄花叶病毒属病毒的研究中发现,该类群病毒中存在着大量的突变、重组等遗传变异,同时突变被认为是其遗传变异最原始同时也是最主要的来源(Varma and Malathi, 2003; Ge *et al*., 2007; Fondong and Chen, 2011; Lima *et al*., 2017; Yang *et al*., 2017; Sánchez-Campos *et al*., 2018)。Ge 等(2007)发现,在自然侵染导致发病的番茄植株和人工接种单一序列并导致发病的本氏烟和番茄植株中,在 TYLCCNV 的基因组中都发现了大量突变,且其突变速率与突变率较高的 RNA 病毒接近。Fondong 和 Chen(2011)在研究喀麦隆东非木薯花叶病毒(*East Africa cassava mosaic Cameroon virus*)时,

表 1 不同隐存种烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播效率

Table 1 Transmission efficiency of begomoviruses by different species of the *Bemisia tabaci* complex

编号 No.	病毒 Virus	起源地[a] Origin[a]	烟粉虱隐存种[b] Whitefly species[b]	传播效率[c] (%) Transmission efficiency[c]	参考文献 References
1	*Chino del tomate virus*	美洲 New World	**New World**	50	Idris *et al*., 2001
			Middle East-Asia Minor 1	27	
2	*Tomato yellow leaf curl virus*	以色列 Israel	Middle East-Asia Minor 1	50	Li *et al*., 2010
			Mediterranean	55	
			Asia II 1	0	
3	*Cotton leaf curl Multan virus*	巴基斯坦 Pakistan	Middle East-Asia Minor 1	0	陈婷等, 2016
			Asia II 7	50	
4	*Euphorbia yellow mosaic virus*	美洲 New World	Middle East-Asia Minor 1	11	De Marchi *et al*., 2017
			New World 2	100	
5	*Cotton leaf curl Multan virus*	巴基斯坦 Pakistan	Middle East-Asia Minor 1	0	Pan *et al*., 2018b
			Mediterranean	8.3	
			Asia 1	0	
			Asia II 1	64.1	
6	*Tobacco curly shoot virus*	中国 China	Middle East-Asia Minor 1	10	Pan *et al*., 2018a
			Asia II 1	94	
7	*Tobacco curly shoot virus*	中国 China	**Middle East-Asia Minor 1**	0	Jiu *et al*., 2006
			Asia II 3	0	
8	*Tomato yellow leaf curl China virus*	中国 China	**Mediterranean**	0	Liu *et al*., 2010
			Asia II 1	0	
9	*Bean golden mosaic virus*	美洲 New World	**Middle East-Asia Minor 1**	100	De Marchi *et al*., 2017
			New World 2	100	
10	*Tomato severe rugose virus*	美洲 New World	**Middle East-Asia Minor 1**	89	De Marchi *et al*., 2017
			New World 2	89	
11	*Tomato yellow leaf curl China virus*	中国 China	**Middle East-Asia Minor 1**	55	Jiu *et al*., 2006
			Asia II 3	50	
12	*Tomato leaf curl Bangalore virus*	印度 India	**Middle East-Asia Minor 1**	7	Chowda-Reddy *et al*., 2012
			Asia 1	0	
13	*Papaya leaf curl China virus*	中国 China	**Middle East-Asia Minor 1**	80	Guo *et al*., 2015
			Mediterranean	< 10	
			Asia 1	< 10	
			Asia II 7	33	
14	*Bhendi yellow vein mosaic virus*	印度 India	**Middle East-Asia Minor 1**	10	Venkataravanappa *et al*., 2017
			Asia 1	0	
15	*Tomato yellow leaf curl virus*	以色列 Israel	**Middle East-Asia Minor 1**	100	Wei *et al*., 2014
			Mediterranean	100	
16	*Tomato yellow leaf curl China virus*	中国 China	**Middle East-Asia Minor 1**	100	Wei *et al*., 2014
			Mediterranean	0	
17	*Tomato leaf curl Taiwan virus*	中国 China	**Middle East-Asia Minor 1**	100	Weng *et al*., 2015
			Mediterranean	45	
18	*Tomato yellow leaf curl Thailand virus*	泰国 Thailand	**Middle East-Asia Minor 1**	100	Weng *et al*., 2015
			Mediterranean	50	

[a]病毒的起源地为其相关参考文献中公认的起源地或是首次被分离的地区。[b] 烟粉虱隐存种的名称沿用 De Barro 等(2011)依据各自起源地的命名,即每个隐存种用其起源地名称来命名,其中粗体的为对于特定病毒而言传播效率最高的烟粉虱隐存种。[c] 若参考文献中只有一组数字化的传播效率数据,则选取该组数据;若参考文献中有多组数据,在各种数据来源试验条件不同的情况下,选取重复数较多且以症状为基础的数据,在试验条件相同的条件下,选择其中能反映总体趋势的一组数据。[a]The origins of viruses follow those reported in the literatures or the locations where the viruses were firstly isolated. [b]The names of whitefly species follow those proposed by De Barro *et al*. (2011), in which the name of the origin of each species is used for its name, and the names in bold are the whitefly species with the highest efficiency in transmitting the given viruses in each case. [c]In references where only one set of transmission efficiency data was shown in numbers, the set of data was presented here; in references where several sets of transmission data were available, the data obtained with the most replicates and based on symptom were presented when experiments were conducted differently, and when all experiments were conducted under the same conditions, the data showing the overall pattern were presented.

也发现该病毒在自然侵染导致发病的木薯植物和人工接种单一序列并导致发病的本氏烟植株中存在着与 RNA 病毒接近的突变率。Sánchez-Campos 等 (2018) 发现在人工接种单一序列并导致发病的不同种类植株中，病毒的突变率不一，在栽培番茄中较低，而在菜豆和龙葵等储存寄主中较高。Lima 等 (2017) 收集了包括番茄黄曲叶病毒、非洲木薯花叶病毒在内的 15 种菜豆金黄花叶病毒属病毒的所有已知序列，通过序列分析发现，这些病毒种内的遗传变异大部分来自于突变，而重组对遗传变异的贡献相对较小。

同时，烟粉虱也被报道能影响菜豆金黄花叶病毒属病毒的遗传结构。Yang 等 (2017) 也在人工接种 TYLCV 单一序列并导致发病的植株中检测到病毒种群中出现大量的突变，且病毒基因组上特定位点会在病毒进入介体烟粉虱体内运输和留存的过程中增加变异，同时位点的变异方向也受烟粉虱隐存种类别的影响。另外，烟粉虱对不同病毒的传播能力的差异可能导致不同病毒间的竞争取代，如 Weng 等 (2015) 推测，台湾番茄曲叶病毒 (*Tomato leaf curl Taiwan virus*) 在田间陆续被泰国番茄黄曲叶病毒 (*Tomato yellow leaf curl Thailand virus*) 取代，主要原因可能是后者被台湾田间烟粉虱种群传播的效率高于前者。

在菜豆金黄花叶病毒属病毒侵染植物过程中，由于其基因组上突变的大量发生，植物中病毒会以“准种 (quasispecies)”的形式存在，即由一种母序列和来自该序列的大量相关突变体所组成的病毒基因组集合 (Domingo *et al*., 2012)；随后，当这个病毒群体被当地有分布的烟粉虱隐存种传播时，其中被烟粉虱传播效率高的病毒个体会有更多机会存活并得到扩散，经过多次的循环，被本地分布的烟粉虱传播效率较低的病毒逐渐在竞争中消失，而能被本地分布的烟粉虱高效传播的病毒个体则会在群体逐渐占据优势。这种病毒之间竞争和取代的过程表明，病毒的突变和烟粉虱对病毒的选择可能是菜豆金黄花叶病毒属病毒适应不同隐存种烟粉虱的主要机制。

3　结语

菜豆金黄花叶病毒属病毒是一类在全球范围内引起多种重要作物病害的植物病毒类群，而烟粉虱在该类病毒引起的病害的暴发流行过程中发挥至关重要的作用。对于特定的作物病毒性病害而言，明确其发病流行过程中病毒和介体昆虫等关键因子具有重要意义。在棉花曲叶病的研究中，在明确该病害病原病毒后解析该病害发生过程中的关键烟粉虱隐存种，对于解析该病害发生的生物学基础、评估该病害在未发生地区的暴发风险以及帮助进一步设计针对性的防控策略，都具有重要的现实指导意义 (Masood and Briddon, 2018; Pan *et al*., 2018b)。因此，本文总结了烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播及影响因素，并就该类群病毒和烟粉虱间的关系进行了讨论，以期为今后研究烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播提供参考。

现有的试验结果初步表明，对于特定的菜豆金黄花叶病毒属病毒而言，多数情况下与其起源地相同的烟粉虱隐存种会对其有较强的传播能力，明确这一点对于解析病毒发生和流行具有重要价值。在 TYLCV 的研究中发现，从 20 世纪 80 年代开始，该病毒从其位于中东的起源地开始了全球扩张，这一扩张开始时间点与 MEAM1 烟粉虱在全球范围内的广泛入侵基本吻合，这说明 TYLCV 很可能是由 MEAM1 烟粉虱带入全球多个地区的，而后，MEAM1 对 TYLCV 的高效传播以及 MEAM1 在全球范围的广泛分布，造成了该病毒在全球范围内的暴发流行 (Lefeuvre *et al*., 2010; De Barro *et al*., 2011)。而对于起源于美洲或亚洲的其他菜豆金黄花叶病毒属病毒而言，由于其与本地分布的烟粉虱隐存种协同进化的时间较长，而与入侵型烟粉虱协同进化的时间较短，导致其不能被入侵型烟粉虱高效传播，如 CLCuMuV 和 TbCSV 等被 MEAM1 烟粉虱传播的效率极低 (Pan *et al*., 2018a, 2018b)。这提示我们，虽然目前在许多地区田间本地种烟粉虱数量比入侵型烟粉虱的相对较少，但其仍可能在部分菜豆金黄花叶病毒属病毒在田间的留存与流行中发挥重要作用，因此在对这类病毒进行研究和防控时也应关注本地种烟粉虱。

菜豆金黄花叶病毒属病毒的突变速率较高，目前的实验数据表明该类群病毒的突变速率接近目前已知突变速率最高的 RNA 病毒，这表明此类病毒能以极快的速度进化 (Ge *et al*., 2007; Fondong and Chen, 2011; Lima *et al*., 2017; Yang *et al*., 2017; Sánchez-Campos *et al*., 2018)，这意味着当环境条件发生变化时，该类群病毒能以极快的速度适应新的环境。而在表 1 中，我们可以发现，哪怕起源地不一致，多种病毒都能被入侵型烟粉虱 MEAM1 高效传播，这很可能与病毒在短时间内朝着能被 MEAM1

烟粉虱高效传播的方向进化有关。经过近 30 年的全球扩张,MEAM1 已在多个国家和地区广泛分布,在一些地方该烟粉虱隐存种取代本地种烟粉虱,成为某些地区的优势甚至是唯一的烟粉虱隐存种(Liu *et al*., 2007; De Barro *et al*., 2011; Hu *et al*., 2011)。这种情况为某些病毒的进化提供了基础,帮助病毒从适应原本存在的本地种烟粉虱转变为向适应入侵型烟粉虱的方向进化,为病毒的进一步暴发流行奠定基础。继 MEAM1 烟粉虱之后,MED 烟粉虱也在全球范围内广泛入侵,在一些地方甚至取代了之前分布的 MEAM1 烟粉虱(De Barro *et al*., 2011; Hu *et al*., 2011)。当入侵型烟粉虱在田间广泛分布并成为优势种群后,对于菜豆金黄花叶病毒属病毒的防控而言,抑制或减缓病毒的进化,特别是抑制其向适应入侵型烟粉虱的方向进化,可能会是一种行之有效的病毒控制策略。

综上,本文总结了烟粉虱对菜豆金黄花叶病毒属病毒的传播及影响因素,从生物信息学和生物学角度探讨了病毒对介体昆虫的适应。目前支持病毒对介体昆虫适应的生物学证据还很有限,显然需要更多的生物学试验来验证。因此,在未来的研究中,应该采用更多的病毒和不同烟粉虱隐存种的组合进行病毒传播试验,同时还需要探讨烟粉虱在病毒进化中的作用,从而深入理解影响烟粉虱传播菜豆金黄花叶病毒属病毒的因子及机制,为研发针对该类病毒病的高效防控策略和技术提供科学基础。

参考文献(References)

Boykin LM, Shatters RGJr, Rosell RC, Mckenzie CL, Bagnall RA, De Barro PJ, Frohlich DR, 2007. Global relationships of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) revealed using Bayesian analysis of mitochondrial COI DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol*., 44(3): 1306–1319.

Briddon RW, Mansoor S, Bedford ID, Pinner MS, Saunders K, Stanley J, Zafar Y, Malik KA, Markham PG, 2001. Identification of DNA components required for induction of cotton leaf curl disease. *Virology*, 285(2): 234–243.

Brown JK, Idris AM, 2005. Genetic differentiation of whitefly *Bemisia tabaci* mitochondrial cytochrome oxidase I, and phylogeographic concordance with the coat protein of the plant virus genus *Begomovirus*. *Ann. Entomol. Soc. Am*., 98(6): 827–837.

Brown JK, Zerbini FM, Navas-Castillo J, Moriones E, Ramos-Sobrinho R, Silva JCF, Fiallo-Olive E, Briddon RW, Hernández-Zepeda C, Idris A, Malathi VG, Martin DP, Rivera-Bustamante R, Ueda S, Varsani A, 2015. Revision of *Begomovirus* taxonomy based on pairwise sequence comparisons. *Arch. Virol*., 160(6): 1593–1619.

Chen T, Tang YF, Zhao R, He ZF, Lü LH, 2016. Identification of the cryptic species of *Bemisia tabaci* transmitting *Cotton leaf curl Multan virus*. *J. Plant Prot*., 43(1): 91–98. [陈婷, 汤亚飞, 赵蕊, 何自福, 吕利华, 2016. 传播木尔坦棉花曲叶病毒的烟粉虱隐种鉴定. 植物保护学报, 43(1): 91–98]

Chowda-Reddy RV, Kirankumar M, Seal SE, Muniyappa V, Valand GB, Govindappa MR, Colvin J, 2012. *Bemisia tabaci* phylogenetic groups in India and the relative transmission efficacy of *Tomato leaf curl Bangalore virus* by an indigenous and an exotic population. *J. Integr. Agr*., 11(2): 235–248.

Czosnek H, Ghanim M, Ghanim M, 2002. The circulative pathway of begomoviruses in the whitefly vector *Bemisia tabaci* – insights from studies with *Tomato yellow leaf curl virus*. *Ann. Appl. Biol*., 140(3): 215–231.

De Barro PJ, Liu SS, Boykin LM, Dinsdale AB, 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annu. Rev. Entomol*., 56: 1–19.

De Marchi BR, Marubayashi JM, Favara GM, Yuki VA, Watanabe LFM, Barbosa LF, Pavan MA, Krause-Sakate R, 2017. Comparative transmission of five viruses by *Bemisia tabaci*, NW2 and MEAM1. *Trop. Plant Pathol*., 42: 495–499.

Dinsdale A, Cook L, Riginos C, Buckley YM, De Barro PJ, 2010. Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyroidea) mitochondrial cytochrome oxidase 1 to identify species level genetic boundries. *Ann. Entomol. Soc. Am*., 103(2): 196–208.

Domingo E, Sheldon J, Perales C, 2012. Viral quasispecies evolution. *Microbiol. Mol. Biol. Rev*., 76(2): 159–216.

Firdaus S, Vosman B, Hidayati N, Jaya Supena ED, Visser RGF, van Heusden AW, 2013. The *Bemisia tabaci* species complex: additions from different parts of the world. *Insect Sci*., 20(6): 723–733.

Fondong VN, Chen K, 2011. Genetic variability of *East African cassava mosaic Cameroon virus* under field and controlled environment conditions. *Virology*, 413(2): 275–282.

Ge LM, Zhang JT, Zhou XP, Li HY, 2007. Genetic structure and population variability of *Tomato yellow leaf curl China virus*. *J. Virol*., 81(11): 5902–5907.

Ghanim M, Czosnek H, 2000. Tomato yellow leaf curl geminivirus (TYLCV-IS) is transmitted among whiteflies (*Bemisia tabaci*) in a sex-related manner. *J. Virol*., 74(10): 4738–4745.

Ghanim M, Morin S, Czosnek H, 2001. Rate of *Tomato yellow leaf curl virus* translocation in the circulative transmission pathway of its vector, the whitefly *Bemisia tabaci*. *Phytopathology*, 91(2): 188–196.

Ghanim M, Morin S, Zeidan M, Czosnek H, 1998. Evidence for transovarial transmission of *Tomato yellow leaf curl virus* by its vector, the whitefly *Bemisia tabaci*. *Virology*, 240(2): 295–303.

Gilbertson RL, Batuman O, Webster CG, Adkins S, 2015. Role of the insect supervectors *Bemisia tabaci* and *Frankliniella occidentalis* in the emergence and global spread of plant viruses. *Annu. Rev. Virol*., 2: 67–93.

Guo Q, Shu YN, Liu C, Chi Y, Liu YQ, Wang XW, 2019.

Transovarial transmission of *tomato yellow leaf curl virus* by seven species of the *Bemisia tabaci* complex indigenous to China: not all whiteflies are the same. *Virology*, 531: 240 – 247.

Guo T, Guo Q, Cui XY, Liu YQ, Hu J, Liu SS, 2015. Comparison of transmission of *Papaya leaf curl China virus* among four cryptic species of the whitefly *Bemisia tabaci* complex. *Sci. Rep.*, 5: 15432.

Guo T, Zhao J, Pan LL, Geng L, Lei T, Wang XW, Liu SS, 2018. The level of midgut penetration of two begomoviruses affects their acquisition and transmission by two species of *Bemisia tabaci*. *Virology*, 515: 66 – 73.

Harrison BD, Barker H, Bock KR, Guthrie EJ, Meredith G, Atkinson M, 1977. Plant viruses with circular single-stranded DNA. *Nature*, 270(5639): 760 – 762.

Harrison BD, Liu YL, Khalid S, Hameed S, Otim-Nape GW, Robinson DJ, 1997. Detection and relationships of cotton leaf curl virus and allied whitefly-transmitted geminiviruses occurring in Pakistan. *Ann. Appl. Biol.*, 130(1): 61 – 75.

Harrison BD, Robinson DJ, 1999. Natural genomic and antigenic variation in whitefly-transmitted geminiviruses (begomoviruses). *Annu. Rev. Phytopathol.*, 37: 369 – 398.

Harrison BD, Swanson MM, Fargette D, 2002. Begomovirus coat protein: serology, variation and functions. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 60(5): 257 – 271.

Höfer P, Bedford ID, Markham PG, Jeske H, Frischmuth T, 1997. Coat protein gene replacement results in whitefly transmission of an insect nontransmissible geminivirus isolate. *Virology*, 236(2): 288 – 295.

Hogenhout SA, Ammar ED, Whitfield AE, Redinbaugh MG, 2008. Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 46: 327 – 359.

Hu J, De Barro PJ, Zhao H, Wang J, Nardi F, Liu SS, 2011. An extensive field survey combined with a phylogenetic analysis reveals rapid and widespread invasion of two alien whiteflies in China. *PLoS ONE*, 6(1): e16061.

Hu J, Jiang ZL, Nardi F, Liu YY, Luo XR, Li HX, Zhang ZK, 2014. Members of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) cryptic species and the status of two invasive alien species in the Yunnan province (China). *J. Insect Sci.*, 14(1): 281.

Idris AM, Smith SE, Brown JK, 2001. Ingestion, transmission, and persistence of *Chino del tomate virus* (CdTV), a New World begomovirus, by Old and New World biotypes of the whitefly vector *Bemisia tabaci*. *Ann. Appl. Biol.*, 139(1): 145 – 154.

Jiu M, Zhou XP, Liu SS, 2006. Acquisition and transmission of two begomoviruses by the B and a non-B biotype of *Bemisia tabaci* from Zhejiang, China. *J. Phytopathol.*, 154(10): 587 – 591.

Jiu M, Zhou XP, Liu SS, 2006. Transmission of geminiviruses by whitefly. *Acta Entomol. Sin.*, 49(3): 513 – 520. [纠敏, 周雪平, 刘树生, 2006. 烟粉虱传播双生病毒研究进展. 昆虫学报, 49(3): 513 – 520]

Jiu M, Zhou XP, Tong L, Xu J, Yang X, Wan FH, Liu SS, 2007. Vector-virus mutualism accelerates population increase of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 2(1): e182.

Kil EJ, Kim S, Lee YJ, Byun HS, Park J, Seo H, Kim CS, Shim JK, Lee JH, Kim JK, Lee KY, Choi HS, Lee S, 2016. *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV-IL): a seed-transmissible geminivirus in tomatoes. *Sci. Rep.*, 6: 19013.

Kothandaraman SV, Devadason A, Ganesan MV, 2016. Seed-borne nature of a begomovirus, *Mung bean yellow mosaic virus* in black gram. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 100(4): 1925 – 1933.

Lazarowitz SG, Shepherd RJ, 1992. Geminiviruses: genome structure and gene function. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 11(4): 327 – 349.

Lefeuvre P, Martin DP, Harkins G, Lemey P, Gray AJA, Meredith S, Lakay F, Monjane A, Lett JM, Varsani A, Heydarnejad J, 2010. The spread of *Tomato yellow leaf curl virus* from the Middle East to the world. *PLoS Pathog.*, 6(10): e1001164.

Li M, Hu J, Xu FC, Liu SS, 2010. Transmission of *Tomato yellow leaf curl virus* by two invasive biotypes and a Chinese indigenous biotype of the whitefly *Bemisia tabaci*. *Int. J. Pest Manag.*, 56(3): 275 – 280.

Lima ATM, Silva JCF, Silva FN, Castillo-Urquiza GP, Silva FF, Seah YM, Mizubuti ESG, Duffy S, Zerbini FM, 2017. The diversification of begomovirus populations is predominantly driven by mutational dynamics. *Virus Evol.*, 3(1): vex005.

Liu J, Li M, Li JM, Huang CJ, Zhou XP, Xu FC, Liu SS, 2010. Viral infection of tobacco plants improves performance of *Bemisia tabaci* but more so for an invasive than for an indigenous biotype of the whitefly. *J. Zhejiang Univ. Sci. B*, 11(1): 30 – 40.

Liu SS, Colvin J, De Barro PJ, 2012. Species concepts as applied to the whitefly *Bemisia tabaci* systematics: how many species are there? *J. Integr. Agr.*, 11(2): 176 – 186.

Liu SS, De Barro PJ, Xu J, Luan JB, Zang LS, Ruan YM, Wan FH, 2007. Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly. *Science*, 318(5857): 1769 – 1772.

Luan JB, Yao DM, Zhang T, Walling LL, Yang M, Wang YJ, Liu SS, 2013. Suppression of terpenoid synthesis in plants by a virus promotes its mutualism with vectors. *Ecol. Lett.*, 16(3): 390 – 398.

Maruthi MN, Colvin J, Seal S, Gibson G, Cooper J, 2002. Coadaptation between cassava mosaic geminiviruses and their local vector populations. *Virus Res.*, 86(1): 71 – 85.

Masood M, Briddon RW, 2018. Transmission of cotton leaf curl disease: answer to a long-standing question. *Virus Genes*, 54(6): 743 – 745.

Navas-Castillo J, Fiallo-Olivé E, Sánchez-Campos S, 2011. Emerging virus diseases transmitted by whiteflies. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 49: 219 – 248.

Pan HP, Chu D, Yan WQ, Su Q, Liu BM, Wang SL, Wu QJ, Xie W, Jiao XG, Li RM, Yang N, Yang X, Xu BY, Brown JK, Zhou XG, Zhang YJ, 2012. Rapid spread of *Tomato yellow leaf curl virus* in China is aided differentially by two invasive whiteflies. *PLoS ONE*, 7(4): e34817.

Pan LL, Chen QF, Guo T, Wang XR, Li P, Wang XW, Liu SS, 2018a. Differential efficiency of a begomovirus to cross the midgut of different species of whiteflies results in variation of virus transmission

by the vectors. *Sci. China Life Sci.*, 61(10): 1254 – 1265.

Pan LL, Cui XY, Chen QF, Wang XW, Liu SS, 2018b. Cotton leaf curl disease: which whitefly is the vector? *Phytopathology*, 108: 1172 – 1183.

Rosas-Díaz T, Zhang D, Lozano-Durán R, 2017. No evidence of seed transmissibility of *Tomato yellow leaf curl virus* in *Nicotiana benthamiana*. *J. Zhejiang Univ. Sci. B*, 18(5): 437 – 440.

Rosen R, Kanakala S, Kliot A, Cathrin PB, Farich BA, Santanamagal N, Elimelech M, Kontsedalov S, Lebedev G, Cilia M, Ghanim M, 2015. Persistent, circulative transmission of begomoviruses by whitefly vectors. *Curr. Opin. Virol.*, 15: 1 – 8.

Sánchez-Campos S, Domínguez-Huerta G, Díaz-Martínez L, Tomás DM, Navas-Castillo J, Moriones E, Grande-Pérez A, 2018. Differential shape of geminivirus mutant spectra across cultivated and wild hosts with invariant viral consensus sequences. *Front. Plant Sci.*, 9: 932.

Seal SE, vandenBosch F, Jeger JM, 2006. Factors influencing begomovirus evolution and their increasing global significance: implications for sustainable control. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 25(1): 23 – 46.

Stanley J, 1983. Infectivity of the cloned geminivirus genome requires sequences from both DNAs. *Nature*, 305(5935): 643 – 645.

Suruthi V, Nakkeeran S, Renukadevi P, Malathi VG, Rajasree V, 2018. Evidence of seed transmission of *Dolichos yellow mosaic virus*, a begomovirus infecting lablab-bean in India. *Virus Dis.*, 29(4): 506 – 512.

Varma A, Malathi VG, 2003. Emerging geminivirus problems: a serious threat to crop production. *Ann. Appl. Biol.*, 142(2): 145 – 164.

Venkataravanappa V, Kodandaram MH, Lakshminarayana Reddy CN, Shankarappa KS, Krishna Reddy M, 2017. Comparative transmission of *Bhendi yellow vein mosaic virus* by two cryptic species of the whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *3 Biotech*, 7(5): 331.

Wang J, Zhao H, Liu J, Jiu M, Qian YJ, Liu SS, 2010. Low frequency of horizontal and vertical transmission of two begomoviruses through whiteflies exhibits little relevance to the vector infectivity. *Ann. Appl. Biol.*, 157(1): 125 – 133.

Wang XY, Xie Y, Zhou XP, 2004. Molecular characterization of two distinct begomoviruses from papaya in China. *Virus Genes*, 29(3): 303 – 309.

Wei J, He YZ, Guo Q, Guo T, Liu YQ, Zhou XP, Liu SS, Wang XW, 2017. Vector development and vitellogenin determine the transovarial transmission of begomoviruses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 114(26): 6746 – 6751.

Wei J, Wang XW, Liu SS, 2015. Research progress in geminivirus transmission by whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) and the underlying molecular mechanisms. *Acta Entomol. Sin.*, 58(4): 445 – 453. [卫静, 王晓伟, 刘树生, 2015. 烟粉虱传播双生病毒的特性及分子机制研究进展. 昆虫学报, 58(4): 445 – 453]

Wei J, Zhao JJ, Zhang T, Li FF, Ghanim M, Zhou XP, Ye GY, Liu SS, Wang XW, 2014. Specific cells in the primary salivary glands of the whitefly *Bemisia tabaci* control retention and transmission of begomoviruses. *J. Virol.*, 88(22): 13460 – 13468.

Weng SH, Tsai WS, Kenyon L, Tsai CW, 2015. Different transmission efficiencies may drive displacement of tomato begomoviruses in the fields in Taiwan. *Ann. Appl. Biol.*, 166(2): 321 – 330.

Wool D, Gerling D, Bellotti A, Morales F, Nolt B, 1991. Spatial and temporal genetic variation in populations of the whitefly *Bemisia tabaci* (Genn.) in Israel and Colombia: an interim report. *Int. J. Trop. Insect Sci.*, 12(1/2/3): 225 – 230.

Yang XL, Wang B, Luan JB, Xie Y, Liu SS, Zhou XP, 2017. Molecular variation of *Tomato yellow leaf curl virus* in the insect vector *Bemisia tabaci*. *Sci. Rep.*, 7: 16427.

Ying FZ, Sun YC, Pan LL, Hong Y, Liu SS, 2015. Comparison of horizontal transmission efficiency of *Tomato yellow leaf curl virus* between two invasive cryptic species MEAM1 and MED of the whitefly *Bemisia tabaci* complex (Hemiptera: Aleyrodidae). *Acta Entomol. Sin.*, 58(8): 872 – 880. [应丰泽, 孙艳春, 潘李隆, 洪越, 刘树生, 2015. 两个入侵烟粉虱隐种 MEAM1 与 MED 对番茄黄曲叶病毒水平传播能力的比较. 昆虫学报, 58(8): 872 – 880]

Zerbini FM, Briddon RW, Idris A, Martin DP, Moriones E, Navas-Castillo J, Rivera-Bustamante R, Roumagnac P, Varsani A, ICTV Report Consortium, 2017. ICTV virus taxonomy profile: *Geminiviridae*. *J. Gen. Virol.*, 98(2): 131 – 133.

Zhou XP, 2013. Advance in understanding begomovirus satellites. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 51: 357 – 381.

(责任编辑: 赵利辉)